Gedruckt mit Unterstützung aus dem Jerome und Margaret Stonborough-Fonds

Cytologische Untersuchungen über die Gefäßbildung bei *Cucurbita pepo*

Von

Dr. Peter Flach in Graz

(Mit 2 Textfiguren und 1 Tafel)

(Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der Universität Graz)

(Vorgelegt in der Sitzung am 15. Mai 1924)

An Präparaten von jungen Gefäßen aus dem Stengel von *Cucurbita pepo* L., die im Grazer pflanzenphysiologischen Institute angefertigt wurden, fällt die Lage der Zellkerne in den Gefäßgliedern auf; die Kerne liegen nämlich in der Regel den noch nicht resorbierten Querwänden dicht an, und zwar zumeist derselben Seite. Ein solches Objekt diente auch als Vorlage für die Figur 134 im Lehrbuche von Wiesner-Linsbauer (1920, p. 125).

Diese Tatsache legte die Vermutung nahe, es könne sich in diesem Falle auch um eine jener auffälligen Kernwanderungen handeln, auf die besonders Haberlandt (1887) aufmerksam gemacht hat, und die durch zahlreiche Beobachtungen in der Folgezeit bestätigt werden konnten. Als allgemeines Resultat dieser Untersuchungen hat sich ergeben, daß der Zellkern sehr häufig in die nächste Nähe solcher Stellen sich begibt, wo gerade lebhafte Stoffwechselvorgänge sich abspielen (lokalisiertes Flächen- oder Dickenwachstum der Zellhaut, Wundheilung, Thyllenbildung, Regenerationsprozesse, Sekretbildung), um dann später wieder auf seinen alten Platz zurückzukehren. Es ist allerdings manchesmal schwer zu entscheiden, ob ein aktives oder passives Verhalten des Kernes dabei vorliegt. Küster (1907) hat darauf hingewiesen, daß häufig auch rein mechanische Ursachen imstande sind, derartige Ortsveränderungen zu bewirken. Darum sollte untersucht werden, ob und inwieweit in unserem Falle eine Bestätigung der »Haberlandtschen Regel« vorliegt oder ob etwa andere Momente dafür maßgebend sind.

Gleichzeitig sollten an einem so günstigen Objekte wie *Cucurbita* die cytologischen Veränderungen bei sich entwickelnden Gefäßen eingehender verfolgt werden.

Kurzer historischer Überblick über den Stand der Frage.

Bei der Durchsicht der einschlägigen Literatur ergab sich, daß die Bearbeitung, welche einzelne Teilfragen unseres Themas gefunden haben, eine sehr ungleichmäßige ist. Am besten erforscht sind die Veränderungen, die der Zellkern im Laufe der Gefäßentwicklung durchmacht. Ferner liegt eine eingehende Untersuchung

(Lange, 1891) vor über die Frage, wann das Protoplasma aus den Gefäßen verschwindet. Die anderen Teilfragen sind unseres Wissens noch nicht Gegenstand speziell darauf gerichteter Untersuchungen gewesen, sondern haben nur durch gelegentlich gemachte Beobachtungen eine teilweise Klärung gefunden.

H. v. Mohl (1845) verdanken wir die Erforschung der grundlegenden Tatsachen der Gefäßbildung. Nach ihm hat Schmitz (1880) sich näher mit dem Verschwinden des Protoplasmaschlauches beschäftigt und dabei gefunden, daß derselbe in älteren Gefäßzellen immer dünner und dünner wird, weil seine Substanz nach und nach zur Wandverdickung verbraucht worden ist. Der flache, scheibenförmige Zellkern geht ganz zuletzt verloren. Diesen beschreibt Strasburger (1882) als ein gegen Ende sehr blaß und inhaltsarm aussehendes und mit einem wenig markierten Nukleolus versehenes Gebilde, welches gelappte Formen annehmen kann, bevor es in Körnchen zerfällt. Die Querwände der Gefäßzellen quellen schon frühzeitig. Schwarz (1887) konstatierte bei alternden Gefäßkernen Abnahme der Tinktionsfähigkeit wegen verminderten Chromatingehaltes und auffallende Form- und Volumsänderungen. Die anfangs kugeligen Kerne und Nukleolen haben mit zunehmendem Alter eine bedeutende Größenzunahme aufzuweisen, später aber verringert sich das Volumen wieder, der Kern wird scheiben- oder linsenförmig und zeigt unregelmäßige Formen. Verursacht werden diese Erscheinungen durch Wasser- und Stoff-Auf- und Abnahme.

Alle diese Ergebnisse konnte Strasburger (1891) bestätigen. Über die Frage, zu welchem Zeitpunkt das Plasma aus den Gefäßen verschwindet, handelt eine Arbeit von Lange (1891). Dies geschieht nach ihm bei den einen Pflanzen gleich nach vollendeter Wandverdickung und Verholzung, bei anderen erst viel später und bei noch anderen verlieren die Gefäße ihren lebenden Inhalt überhaupt nicht. Manchmal verschmelzen die Protoplasten benachbarter Gefäßzellen nach Auflösung der Quermembran. Die Perforation der Querwände vollzieht sich nach vollendeter Ausbildung der übrigen Gefäßwände. Kienitz-Gerloff (1891) ist der Ansicht, daß das Protoplasma mittels der Plasmodesmen auswandert. Zacharias (1895) entdeckte in Gefäßkernen die Pseudonukleolen, die meist eine periphere Lage einnehmen. Rosen (1896) behandelte verschieden alte Gefäßkerne mit einem Rot-blau-Farbengemisch und fand, daß sich ältere Kerne im Gegensatz zu jungen vorwiegend rot färben. Die Nukleolen werden zerteilt und nehmen an Masse ab, eine Tatsache, die auch Kiehn (1917) nachweisen konnte. Die hier aufgeführten Forschungsergebnisse, soweit sie Kern, Nukleolus und Cytoplasma betreffen, finden sich kritisch behandelt bei A. Meyer (1920) und Tischler (1921/22).

Wie aus dem soeben gegebenen Literaturüberblick zu ersehen ist, liegen zwar viele wertvolle Beobachtungen über den Gegenstand unseres Themas vor, aber sie beziehen sich entweder

nur auf einzelne Teilfragen oder behandeln nur bestimmte Entwicklungsstadien. Dabei war das verwendete Untersuchungsmaterial nach Art, Herkunft (Stengel, Wurzel, Keimlinge) und Alter sehr verschieden. Eine zusammenfassende Darstellung des Verlaufes der Gefäßbildung liegt überhaupt nicht vor. Wollte man aus den vorliegenden Literaturangaben eine solche Zusammenfassung vornehmen, so müßte man zu Kombinationen greifen, deren Zulässigkeit erst vorher zu prüfen wäre. Ferner sind einzelne Teilfragen, wie z. B. der Resorptionsvorgang der Querwände, noch gar nicht näher untersucht worden. Auch die gegenseitige Abhängigkeit und Verkettung der Desorganisationserscheinungen von Zellkern und Cytoplasma ist noch vielfach unklar. Ein großer Mangel liegt weiters in der bis jetzt fast ausschließlichen Verwendung von fixiertem Untersuchungsmaterial, ein Umstand, der leicht zu Fehlschlüssen Anlaß gibt. Auch reichen manche der angeführten Arbeiten weit zurück, stammen also aus einer Zeit, wo in so manchen Belangen andere Anschauungen herrschend waren. Alle diese Tatsachen scheinen die Inangriffnahme und Durchführung der vorliegenden Arbeit, die auf Grund von Literaturangaben und eigenen Beobachtungen die in Betracht kommenden Verhältnisse in einem speziellen Falle *(Cucurbita)* klarlegen will, hinreichend zu rechtfertigen.

Methodisches.

Bei den bis jetzt vorliegenden Untersuchungen wurde fast ausschließlich fixiertes Material verwendet. Es schien nun für die Beantwortung mancher Fragen wichtig, die Beobachtungen auch auf lebendes Material auszudehnen. Dies bietet aber große Schwierigkeiten. Man kann die Gefäßglieder im lebenden Zustande wohl untersuchen, solange sie noch jung sind, sobald aber Wandverdickung und Verholzung in etwas stärkerem Maße eingesetzt haben, ist es infolge mangelnder Durchsichtigkeit des Objektes unmöglich, an Längsschnitten die Vorgänge im Innern der intakten Zellen zu verfolgen. Dagegen gestatten Querschnitte in den meisten Fällen einen Einblick ins Zellumen, weil die Quermembranen sehr dünn und lichtdurchlässig sind. Unverletzte, lebende Gefäßglieder erhält man auf Querschnitten aber nur dann, wenn die Gefäßglieder sehr kurz sind, was jedoch in der Regel nicht der Fall ist. Eine Ausnahme machen hierin die Cucurbitaceen, bei welchen sich gewisse Gefäße aus sehr weiten und dabei sehr kurzen Gefäßgliedern zusammensetzen, so daß man auf dickeren Querschnitten selbst noch mit stärkeren Vergrößerungen häufig zwei bis drei aufeinanderfolgende, unverletzte Gefäßzellen beobachten kann. Ja es ist sogar möglich, ein ganz bestimmtes Gefäß ins Auge zu fassen, dasselbe hierauf an einem etwas dickeren Querschnitte zu untersuchen, und sodann das betreffende Gefäßstück noch längs zu schneiden, ein Verfahren, welches ganz zuverlässige Vergleichsbilder

liefert, während man in anderen Fällen auf die subjektive Beurteilung angewiesen ist, ob in Längs- und Querschnitten gleichalte und darum vergleichbare Entwicklungsstadien vorliegen. Diese günstigen Umstände waren auch der Grund, warum unsere Untersuchungen der Hauptsache nach auf *Cucurbita* beschränkt wurden, denn es schien uns nicht unwichtig, daß lebendes wie fixiertes Beobachtungsmaterial derselben Pflanzenspezies angehöre. Zum Vergleiche wurden aber auch noch andere, mehr minder geeignete Pflanzenarten herangezogen, vor allem *Cucumis sativus* L., *Bryonia alba* L., *Pleuropterus cuspidatus* (Sieb. et Zucc.) H. Groß (= *Polygonum cuspidatum* Sieb. et Zucc.), *Humulus lupulus* L., *Impatiens parviflora* D. C. und *Zea Mays* L.

Außer lebendem wurde natürlich auch fixiertes Material verwendet. Als Fixierungsflüssigkeiten dienten Alkohol und gesättigte, wäßrige Pikrinsäurelösung. Von der Zuhilfenahme des Mikrotoms haben wir abgesehen, einmal, weil wir das Hauptgewicht auf die Beobachtung von lebendem Material legten, weiterhin, weil für die Behandlung mit den verschiedenen Reagentien und Farbstoffen etwas dickere Schnitte sich brauchbarer erwiesen.

Zunächst noch eine kurze Erläuterung des am meisten verwendeten Materials. Im Xylem der einzelnen bikollateralen Gefäßbündel von *Cucurbita* lassen sich zwei Partien unterscheiden, welche Zimmermann (1922) angustivasales und amplivasales Xylem nennt. Ersteres wird anfangs nur von Ring- und Spiralgefäßen gebildet, deren Lumen um so größer ist, je weiter nach außen sie zu liegen kommen. Später werden auch etwas größere Tüpfelgefäße angelegt. Die Gefäße dieses Xylems erwiesen sich für unsere Untersuchungen als schlecht geeignet, weil sie zu langgestreckt sind.

Das amplivasale Xylem liegt noch weiter nach außen, in nächster Nähe des Kambiums. Zuerst bilden sich meist nur zwei Gefäße, je eines zu beiden Seiten des Gefäßbündels. Später folgen noch mehrere in nicht so regelmäßiger Anordnung. Diese amplivasalen Gefäße haben durchschnittlich einen Durchmesser von 0·2 bis 0·5 *mm*, die größten bis zu 0·8 *mm*. Die Zellen, aus denen sie sich aufbauen, sind oft zwei- bis viermal so breit als hoch und besitzen meist eine tonnenförmige Gestalt. Die engsten Stellen befinden sich immer dort, wo die Querwände entspringen. Ebenda liegt auch ein verdickter und verholzter Ringwulst, der mehr oder minder ins Lumen des Gefäßes vorspringt und den peripheren Teil der Querwand darstellt, welch letztere immer senkrecht zu den Seitenwänden steht und schließlich durch ihre Resorption eine einfache Perforation in Form eines großen, rundlichen Loches liefert. Wegen der Kürze und Weite ihrer Glieder eigneten sich die Gefäße des amplivasalen Xylems vorzüglich für unsere Untersuchungen und wurden daher in erster Linie dazu herangezogen.

Nun wollen wir darangehen, alle Veränderungen, die Zellkern, Nukleolus, Cytoplasma und Quermembran im Laufe der Gefäß-

entwicklung durchmachen, aufzuführen, um dann zusammenfassend den Verlauf der Resorption mit ihren Begleiterscheinungen darzulegen.

Der Zellkern der Gefäßglieder und seine Veränderungen.

Die Veränderungen, welche während der Gefäßbildung an den Kernen auftreten, betreffen: 1. Ihre Lage, 2. ihre Gestalt, 3. die Größe, 4. die Struktur.

Lageveränderungen der Kerne.

Frische Längsschnitte durch Gefäßbündel, welche auf längere Strecken hin noch lebende, unverletzte Gefäßzellen in jüngeren Entwicklungsstadien enthielten, zeigten übereinstimmend bei allen von uns untersuchten Pflanzenarten, daß der Zellkern zu dieser Zeit in der Regel eine zentrale Stellung einnimmt (Fig. 3). Zahlreiche cytoplasmatische Stränge erhalten ihn in dieser Lage.

Bei fixiertem Materiale dagegen finden wir den Kern, wie schon in der Einleitung erwähnt, sehr häufig auch schon in diesem Entwicklungsstadium der Querwand dicht aufliegen. Die Plasmastränge sind dann ganz oder größtenteils verschwunden. Wir haben hier also einen Fall, wo eine rein mechanische Ursache, der Fixierungsprozeß, eine Haberlandt'sche Kernverlagerung vortäuscht. Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß der Kern keinerlei chemische oder dynamische Wirkung auf die Gestaltung der Querwand ausübte.

In älteren Entwicklungsstadien, wenn Wandverdickung und Verholzung schon deutlich merkbar sind, verschwinden die Plasmastränge auch in lebenden Gefäßzellen allmählich, und dadurch gerät der Kern in eine wandständige Lage und kommt dann meist auf die Querwand zu liegen. Die gleiche Lage hat der Kern gewöhnlich auch im fixierten Zustande (Fig. 4). Bei aufrechten Stengeln wird der Kern, der ja in der Regel spezifisch schwerer ist als das Cytoplasma, wohl rein mechanisch auf die physikalisch untere Querwand zu liegen kommen. Schwieriger ist die Erklärung bei den meisten horizontal kriechenden *Cucurbita*-Stengeln. Auffallend ist ohne Zweifel, daß die Kerne, besonders bei fixiertem Materiale, den ganzen Schnitt hindurch sich genau auf derselben Seite der Querwände vorfinden (Fig. 4). Wir erklären uns diese Tatsache folgendermaßen (Fig. 9). Wird ein Stengel quer durchschnitten, so wölben sich die Zellwände wegen des aufgehobenen Gegendruckes nach der Schnittstelle vor. Durch diese Vorwölbung werden von den Plasmasträngen, die den Kern im Zentrum der Zelle mit allen Zellwänden verbinden, diejenigen, welche in der Richtung der Vorwölbung vom Kerne ausgehen, stärker beansprucht werden und

schließlich sogar reißen. Aber auch die nächstfolgende Querwand wölbt sich vor, wodurch ihr Abstand zum Kern verkleinert wird. Hier werden die Plasmastränge verstärkt und dadurch der Kern in die Nähe dieser Querwand gerückt. Beim Zelltode durch die Fixierung hört die Turgorwirkung auf, die Vorwölbung verschwindet, die Kernlage hinsichtlich der Querwand aber bleibt erhalten. Eine ganz ähnliche Wirkung wie die künstliche Verwundung kann auch eine eingetretene Perforation auf die noch nicht perforierten Nachbarzellen haben. Anhaltspunkte zu obiger Erklärung boten: 1. ähnliche Vorgänge, welche sich abspielen, wenn in frischen Schnitten die eine oder andere Gefäßzelle verletzt war, während die Nachbarzellen unversehrt geblieben waren; 2. die tatsächlich beobachtete Vorwölbung der Querwände auf lange Strecken hin nach der Schnittstelle zu; 3. die Übereinstimmung der aus dieser Erklärung resultierenden Lage der Kerne mit der im fixierten Material vorgefundenen. Diese Erklärung kann aber nicht als völlig gesichert gelten, weil die Untersuchungen nach dieser Richtung zu wenig umfangreich waren. Gleichwohl ist nach unserer Anschauung nicht daran zu zweifeln, daß auch hier eine Kernverlagerung im Sinne Haberlandt's nicht vorliegt.

Gestaltsveränderungen der Kerne.

Solange die jungen Gefäßzellen noch isodiametrische Gestalt haben, sind ihre Kerne kugelförmig bis ellipsoidisch. Wenn sich aber, wie bei den Ring- und Spiralgefäßen, die Zellen sehr stark in die Länge strecken und dabei ein enges Lumen besitzen, so nimmt auch der Kern eine langgestreckte Form an (vgl. A. Meyer, 1920; Fig. 73, p. 202). Bei allen weiten, später angelegten Gefäßzellen, besonders aber bei den amplivasalen von *Cucurbita*, deren Breite die Länge oft weit übertrifft, findet eine solche Formveränderung nicht statt. Die Zellkerne sind hier von den jüngsten Stadien angefangen bis zu ihrem Lebensende in der Regel kugelförmig bis ellipsoidisch. Das gilt aber nur für lebendes Material. Im fixierten Zustande (wenigstens bei Anwendung von Alkohol oder Pikrinsäure) ist jedoch ein bedeutender Unterschied in der Form je nach dem Alter des Kernes vorhanden. Jüngere werden nämlich durch das Fixieren in ihrer Gestalt meist nicht viel verändert. Es ist daher ziemlich gleichgültig, ob man ihre Form im Längs- oder Querschnitt durch ein Gefäß ermittelt. In älteren Stadien der Entwicklung aber haben die fixierten Kerne, im Gegensatze zu den lebenden, die Form einer großen, flachen, inhaltsarmen, rundlich bis elliptischen Scheibe oder Linse, wenn man sie in Gefäßquerschnitten betrachtet. Im Gefäßlängsschnitt zeigen sie eine entsprechende Profilansicht. Fig. 5 bezieht sich auf drei Kerne, die ein jeder das einemal im Gefäßquerschnitt (also von der Fläche gesehen), das anderemal aber im Gefäßlängsschnitt (im Profil) dargestellt sind. Die Nichtbeachtung

dieser Unterschiede führt leicht zu Täuschungen hinsichtlich der Kerngröße und des Kernvolumens.

Strukturveränderungen der Kerne.

Sehr auffallend sind die Strukturveränderungen der Kerne der Gefäßzellen. Die jüngeren Kerne unterscheiden sich zwar hinsicht- ihrer Struktur nicht wesentlich von anderen Zellkernen. Erst mit zunehmendem Alter, wenn die Plasmastränge verschwunden sind und der Kern seine zentrale Stellung eingebüßt hat, machen sie sich bemerkbar. Dann haben nämlich die Kerne der Gefäßglieder im lebenden Zustande ein ganz durchsichtiges, glashelles, homogenes, blasenförmiges Aussehen,. so daß sie oft schwer aufzufinden sind. Eosin und Kongorot in verdünnter Lösung sind geeignete Farbstoffe, sie sichtbar zu machen, besonders deshalb, weil sie die verholzten Bestandteile in frischen Objekten nur sehr wenig färben.

Es lassen sich in solchen Kernen mit optischen Mitteln keinerlei Inhaltskörper feststellen als nur der Nukleolus (oder die Nukleolen) und zahlreiche größere, in der Nähe der Kernperipherie gelagerte Körner, welche jedoch von der Nukleolarsubstanz nicht ohne weiteres zu unterscheiden sind (Fig. 6*a*). Erst durch geeignete Farbstoffgemische (wir benützten Fuchsin und Jodgrün nach Angaben von Went [1887]) lassen sich beide Substanzen leicht auseinanderhalten. Die Nukleolen färben sich darin intensiv rot, die Körner dagegen blau bis blaugrün. Diese Gebilde, Chromozentren oder Prochromosomen genannt, wurden bereits von Zacharias (1895) in Gefäßkernen von *Cucurbita* entdeckt und als Nebennukleolen beschrieben. Man findet sie sowohl in fixierten als auch in lebenden Kernen. Rosenberg (1904) machte die Wahrnehmung, daß ihre Anzahl bei manchen Pflanzenarten konstant ist und mit der Chromosomenzahl übereinstimmt. Auch bei *Cucurbita* sollte dies der Fall sein (Tischler, 1921/22, p. 67). *Cucurbita pepo* hat nach Tischler (1921/22, p. 553) 24 Chromosomen (diploide Zahl). Also sollten auch 24 Chromozentren sich vorfinden. Unsere Zählungen ergaben jedoch immer eine größere Anzahl (27 bis 32). Stehen sie mit den Chromosomen in genetischer Beziehung, so müßte angenommen werden, daß mehrere einem Chromosom entstammen. Darauf könnte auch ihre verschiedene Größe und die vielfach zackigen Umrisse hindeuten. Möglicherweise handelt es sich schon um ein Symptom der begonnenen Kerndegeneration. Von der Verbindung der Chromozentren mit dem Nukleolus wird weiter unten Näheres folgen.

Betrachtet man solche ältere, im lebenden Zustande kugelförmige bis ellipsoidische Kerne in fixierten Präparaten, so zeigen sie, wie schon einmal erwähnt, in Gefäßquerschnitten (also von der Fläche gesehen) die Gestalt einer flachen Scheibe, die sehr inhaltsarm erscheint, und je älter desto weniger gekörnelt ist. Die Färbbarkeit mit basischen Farbstoffen ist bei sonst gleicher Behandlung im

Gegensatz zu jungen Kernen immer schwächer werdend (Fig. 1 im Text).

In diesem Befunde herrscht bei vielen Autoren Übereinstimmung. Strasburger (1882) beobachtete in Koniferenholz den Zellkern als »blasse, inhaltsarme« Scheibe (1882, p. 51). Schwarz (1887) stellte die geringe Tinktionsfähigkeit solcher Kerne fest und gab als Ursache eine Abnahme des Chromatingehaltes an. Ganz gleiche Ergebnisse finden wir bei Lange (1891), Zacharias (1895), Rosen (1896) und Kiehn (1917). Weil die Erscheinung der Chromatinabnahme auch sonst bei absterbenden Zellkernen vorkommt, wie z. B. in Peristomzellen von Laubmoosen und alternden Endospermzellen, so hat man hierin einen typisch nekrotischen Vorgang erblickt und diese Art der Kerndegeneration als Chromatolyse oder Karyolyse bezeichnet. Tischler (1921/22, p. 683 ff.) beschreibt die Chromatolyse folgendermaßen: »Hier löst sich die

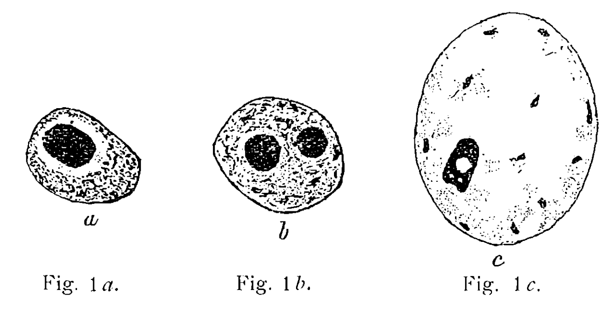


Fig. 1 *a*. Fig. 1 *b*. Fig. 1 *c*.

chromatische Substanz gleich zu Anfang im Kernsaft auf, wodurch der ganze Kern eine gleichmäßige homogene Tinktion zu erhalten pflegt. Immer weniger färben basische Farbstoffe, dagegen desto mehr saure Farbstoffgemische. Die Kerngrenze wird unscharf und es erfolgt restlose Vermischung von Karyo- und Cytoplasma (linsenförmige Kerne).« Die Chromatolyse soll durch Einwirkung von autolytischen Enzymen hervorgerufen werden.

Chromatolyse wird also als typische Alterserscheinung auch der degenerierenden Zellkerne von Gefäßgliedern angesehen. Uns möchte es aber scheinen, daß obige Charakteristik derselben wenigstens für *Cucurbita* nicht ganz zutreffend ist. So findet nach unseren Erfahrungen ein Unscharfwerden der Kerngrenzen und eine restlose Vermischung von Karyo- und Cytoplasma nicht statt, sondern der Kern, der, wie wir später noch ausführen werden, zuletzt wie eine verletzte Kautschukblase zusammenschrumpft, verliert leicht den Zusammenhang mit dem Cytoplasma und wird bei frischem Material aus angeschnittenen Gefäßen oft herausgeschwemmt.

Anderseits konnten aber auch Erscheinungen beobachtet werden, die Tischler als selbständige Typen von Kerndegeneration aufführt. So betrachten wir die starke Größenzunahme teilweise

auch nur als eine Folge der Chromatolyse. Das nämliche gilt vom Ende der degenerierenden Kerne in entwickelten Gefäßen, welches nach unserer Ansicht durch Platzen und Zusammenschrumpfen der Kernmembran bewirkt wird. Wie lassen sich nun diese scheinbar verschiedenen Typen der Kerndegeneration vereinigen? Tischler (1921/22, p. 683 ff.) trifft sicher das Richtige, wenn er in Beantwortung der Frage, ob es sich bei den von ihm skizzierten Kernerkrankungen um typisch different verlaufende Degenerationen handelt, sagt: »Wir möchten es bezweifeln. Und da die näheren Studien zumeist an fixiertem Material vorgenommen sind, könnte es gut sein, daß wir oft nur Augenblicksbilder als charakteristische Symptome genommen haben, die auch bei anderen Erkrankungen der Kerne sich eingefunden hätten.«

Die Kerngröße.

Wir behandeln die Kerngröße zum Schlusse, weil sie nach unserer Ansicht teilweise mit den Strukturveränderungen in innigem Zusammenhange steht.

Die Kerne der Gefäßzellen sind ganz allgemein durch relativ bedeutende Größendimensionen ausgezeichnet. Selbst schon in den Meristemen, wo alle Zellen bezüglich ihrer Größe noch sehr wenig differieren, zeigen uns die reihenweise (in Längsschnitten) liegenden größeren Zellkerne die Gefäßanlagen an. Die jeweilige Größe des Zellkerns der Gefäße ist von zwei Umständen abhängig: 1. Von der definitiven Größe des betreffenden Gefäßes; 2. vom jeweiligen Entwicklungszustande. Welchen Einfluß letztgenannter Umstand auf die Kerngröße hat, sollen die folgenden Messungsresultate zeigen.

Sämtliche Messungen beziehen sich auf Kerne unverletzter, lebender Gefäßzellen, wie solche bei *Cucurbita* durch etwas dickere Querschnitte leicht gewonnen werden können. Gemessen wurde der Durchmesser oder die beiden Achsen, je nachdem ein kugelförmiger oder ellipsoidischer Kern vorlag. Dann wurde daraus die Fläche berechnet, die er im medianen optischen Querschnitt zeigt, um bei ellipsoidischen Kernen die wirkliche Kerngröße leichter beurteilen zu können. Gleichzeitig wurden immer auch die Größenverhältnisse der dazugehörigen Gefäßquerschnitte ermittelt und hernach ebenfalls die Querschnittsfläche errechnet. Die Messungen wurden sodann nach der Größe der Gefäßquerschnitte geordnet, und es entsprechen daher größeren Querschnittswerten annähernd ältere Entwicklungsstadien der Gefäße wie auch der Kerne. Die 40 Messungsresultate der Tabelle I stammen von Kernen, die noch durch protoplasmatische Stränge im Zentrum der Zelle aufgehängt waren; Tabelle II bezieht sich auf Kerne ohne solche Stränge, deren Zerfall also nahe bevorsteht. Die Durchmesser, respektive Achsen werden abgerundet aufgeführt; zur Flächenberechnung wurden dagegen genauere Werte benützt. Durch Ermittlung von Mittelwerten sollten die Zufälligkeiten der Einzelmessung etwas ausgeglichen werden.

Tabelle I (Zellen noch mit Plasmasträngen).

Nr.	Gefäß		Kern	
	Querdurchmesser (Achsen) in μ	Fläche des Querschnitts in μ^2	Durchmesser (Achsen) in μ	Fläche in μ^2
1.	26	541	14	138
2.	34	894	14	138
3.	38	1.104	23	398
4.	49/38	1.435	26/23	464
5.	75/26	1.546	15/30	353
6.	53/38	1.546	19/23	331
7.	56	2.484	26	541
8.	60	2.827	30	707
9.	64	3.191	23	398
10.	71/64	3.566	23	398
11.	131/38	3·865	26	541
12.	83/60	3.870	19/26	386
13.	71	3·986	15/26	309
14.	86/71	4·825	19/23	331
15.	83/75	4.860	23/30	530
16.	83	5·346	26/30	618
17.	94/75	5.517	26	541
18.	101/75	5.963	30/34	795
19.	98/86	6.454	26/30	618
20.	131/86	8.894	30	707
21.	131/94	9.662	26	541
22.	120/105	9·896	34/38	994
23.	167/75	9.940	23/45	795
24.	139/94	10.452	34	894
25.	180/75	10.603	38	1.105
26.	124/113	10.933	26/30	618
27.	169/113	14·910	30	707
28.	158/131	16·270	30	707
29.	169/157	20.870	30/38	884
30.	188/142	21.250	41	1.336
31.	180/178	24.390	38/48	1.436
32.	188/165	24.410	49	1.881
33.	188/180	26.510	38/53	1.546
34.	188	27.610	34	894
35.	214/180	30.200	30/38	884
36.	206/188	30·366	30/49	1.148
37.	206	33.394	38	1·105
38.	225/195	34·460	38	1.105
39.	225	39.760	38	1.105
40.	263/225	46.260	34/45	1.192

Tabelle II (Zellen ohne Plasmastränge).

Nr.	Gefäß		Kern	
	Querdurchmesser (Achsen) in μ	Fläche des Querschnitts in μ²	Durchmesser (Achsen) in μ	Fläche in
1.	139/82	8.987	22/41	724
2.	139/94	10.207	26/49	1.004
3.	169/98	12.920	38	1.105
4.	195/150	22.973	49	1.863
5.	206/169	27.205	38/49	1.434
6.	206/176	28.515	34/49	1.291
7.	206/188	30·334	41	1.320
8.	225/188	32.380	41/49	1.572
9.	225/206	36.403	45	1.590
10.	263/206	42.470	38/41	1.207
11.	267/217	44.653	45	1.590
12.	263/244	50.240	68/38	1.994

Faßt man in Tabelle I je zehn aufeinanderfolgende Messungen zusammen, so bekommt man nachstehende Mittelwerte:

Gefäßquerschnitt	Mittlere Kerngröße	Kerndurchmesser
541 bis 3.566 μ²	387 μ²	22 μ
3.865 8.894	538	26
9.662 21.250	858	31
24.390 46.260	1.230	40

Mittelwert aus Tabelle II:

Gefäßquerschnitt	Mittlere Kerngröße	Kerndurchmesser
8.987 bis 50.240 μ²	1.391 μ²	42 μ

Einem kugelförmigen Kern

387 μ² im medianen Durchschnitt entspricht ein Volumen von	5.575 μ³
1.230	33.510
1.391	38.792

Die Volumina dieser drei letztgenannten Kerne vorhalten sich demnach wie 1 6 7

Aus den hier angeführten Messungen und Berechnungen ergibt sich unzweifelhaft die Tatsache, 1. daß die Kerne der Gefäße von *Cucurbita* relativ große Gebilde sind, und 2. daß die Volumszunahme im Laufe der Entwicklung eine ganz beträchtliche ist. Tischler (1921/22, p. 25 ff.) hat eine Tabelle von Kernmessungen zusammengestellt, die alle größeren Gruppen des Pflanzenreiches betreffen und sich auf die verschiedensten Gewebe beziehen. Aber von allen dort

angegebenen Werten, soweit sie sich auf rein vegetative und nicht durch Pilzinfektion veränderte Zellkerne von Dikotylen beschränken, reichen nur wenige an die maximalen Größenverhältnisse der Gefäßkerne von *Cucurbita* heran.

Eine solche Volumszunahme ist zuerst von Schwarz (1887) eingehender studiert worden. Längsschnitte durch Vegetationskegel ließen ihn erkennen, daß die Kerne aller Gewebe zuerst ziemlich rasch an Größe zunehmen. So erhöhten Kerne der Gefäßzellen von *Zea Mays* (Wurzel) ihr Volumen von $268 \cdot 2\ \mu^3$ auf $2686 \cdot 1\ \mu^3$, also auf das Zehnfache. (Im Bereiche des Altersunterschiedes, der unseren Messungen zugrunde lag, zeigte sich eine durchschnittliche Größenzunahme von 5575 μ auf 38.792 μ^3, also auf ungefähr das Siebenfache.) Diese Größenzunahme konnte von allen späteren Autoren bestätigt werden.

Als Ursache derselben wird immer Substanz- und Wasseraufnahme angegeben. Wir meinen nun, daß diese Volumszunahme in zwei Etappen vor sich geht. Die erste umfaßt die normale, mit dem allgemeinen Zellwachstum Schritt haltende, durch die Kern-Plasmarelation bedingte Volumsvergrößerung. Sie würde ungefähr bis zu dem Zeitpunkte dauern, wo die cytoplasmatischen Stränge allmählich zu schwinden beginnen. Die jetzt folgende, weitere Kernanschwellung aber betrachten wir lediglich als eine Folge des um diese Zeit einsetzenden Degenerationsprozesses.

Diese Anschwellung könnte hervorgerufen werden entweder durch Quellung von Kernsubstanzen oder durch Lösung derselben und dadurch bedingte Erhöhung des osmotischen Druckes. Da die Wirkung äußerlich in beiden Fällen die gleiche ist, so läßt sich oft schwer entscheiden, welche von diesen beiden Ursachen vorliegt. Man ist dann meist, wie schon Schwarz (1892, p. 89) hervorhebt, auf dabei zutage tretende Nebenumstände angewiesen. Nach ihm gibt es folgende Merkmale, die Quellung von einer Lösung im Kerne unterscheiden lassen.

1. Wenn Lösung stattgefunden hat, kann man durch wasserentziehende Mittel (auch Alkohol) niemals wieder Gebilde herstellen, die der ursprünglichen Kernform gleichen; in gequollenen Kernen jedoch ist dies wohl möglich.

2. Wenn Lösung vorliegt, mischt sich der beim Platzen der Kerne austretende Inhalt mit der umgebenden Flüssigkeit; bei Quellung aber nicht.

3. Kommen Lösungsvorgänge in Frage, so sind die betreffenden Kerne kugelrund und die darin befindlichen Nukleolen verschiebbar. Bei Quellung trifft dies nicht in gleichem Maße zu.

4. Bei Lösung (des Chromatins) tingieren sich die Kerne ganz gleichmäßig; nicht so bei Quellung.

Wenn wir ferner die Arbeit von Küster (1921) heranziehen, der beobachtete Kernvergrößerung, welche auf osmotischer Schwellung beruht, beschreibt, und unsere Beobachtungen damit vergleichen,

so steht es außer Zweifel, daß die letzte Größenzunahme bei degenerierenden Gefäßkernen nicht durch Quellung, sondern durch Lösungsvorgänge zustande kommt. Denn, wie schon früher erwähnt, werden die älteren Gefäßkerne durch Einwirkung von Alkohol in ihrer Gestalt gänzlich verändert. Auch tritt, wenn beim Kerntode die Kernmembran an einer Stelle reißt, ein so starkes Zusammenschrumpfen ein, wie dies bei Quellung wohl nicht der Fall sein könnte (Fig. 6).

Die Kerne sind ferner fast immer ganz oder wenigstens nahezu kugelförmig. Mit verdünntem Eosin färben sie sich vollkommen homogen (im nichtfixierten Zustande). Letzteres wäre eine Folge der Lösung und gleichmäßigen Verteilung von Chromatin im Kerne. Durch diese degenerativen Lösungsprozesse wird die Karyolymphe osmotisch immer wirksamer und daher so lange Wasser aufnehmen, bis die Kernmembran dem gesteigerten Innendrucke nicht mehr standhält und an einer Stelle reißt. Dann tritt der flüssige Inhalt heraus, mischt sich restlos mit der umgebenden Flüssigkeit und bewirkt so das Zusammenschrumpfen der Kernmembran (Fig. 6).

Daß derlei Vorgänge tatsächlich die letzten Stadien des Kerndaseins bilden, scheinen uns folgende Momente zu bekräftigen.

Einmal verhalten sich die Gefäßkerne je nach ihrem Alter verschieden gegenüber Wasser. Ganz junge, verletzte Gefäße lassen bei Wasserzutritt kein Anschwellen ihrer Kerne erkennen. Früher oder später tritt körnige Struktur auf und die Konturen werden etwas unregelmäßig. Kerne von älteren Gefäßen schwellen jedoch in solchen Fällen meist rasch mehr oder minder stark an und fallen dann häufig über kurz oder lang unregelmäßig in sich zusammen. Hier scheint also die Anschwellung lediglich durch osmotische Wasseraufnahme hervorgerufen, da die oben angeführten Merkmale der Quellung nicht vorhanden sind. Daß beim natürlichen Prozeß der Gefäßbildung diese Volumszunahme keine so plötzliche ist (nach unseren Messungen ist die Größenzunahme eine mehr kontinuierliche), scheint darin begründet, daß zwischen dem osmotischen Werte des Zell- und Kernsaftes eine viel geringere Differenz besteht als zwischen Karyolymphe und Wasser, welch letzteres daher ein schnelleres, direkt zu beobachtendes Anschwellen erzeugt.

Eine weitere Bestätigung für die Anschauung, daß die Gefäßkerne schließlich dem osmotischen Innendrucke zum Opfer fallen, dürfte darin liegen, daß man bei Untersuchung von lebendem Material nie Übergangsstadien, sondern nur die Extreme, maximal große Kerne oder in sich zusammengefallene Kernmembranen, welche noch länger erhalten bleiben, feststellen kann.

Schwarz (1887) hat zwar gefunden, daß der raschen Volumszunahme der Kerne eine langsamere Abnahme folge. Allein Schwarz hat mit fixiertem Material gearbeitet und Längsschnitte

untersucht. Da konnte er leicht übersehen haben, daß, wie schon oben besprochen, die Wirkung des Fixierens je nach dem Alter des Kernes verschieden ausfällt. Jüngere Kerne werden in ihrer Größe und Gestalt viel weniger verändert als ältere, blasenförmig angeschwollene, denen der Alkohol desto mehr Wasser entzieht, je mehr sie früher aufgenommen hatten, so daß sie mit fortschreitender Karyolyse im frischen Zustande eine immer mehr scheiben- bis linsenförmige Gestalt auf Gefäßquerschnitten zeigen.

Je weiter also bei einem Kerne der karyolytische Prozeß gediehen ist, desto größer erscheint sein Volumen im nichtfixierten, desto dünner und abgeplatteter im fixierten Material auf Längsschnitten. Auch Lange (1891) hat beobachtet, daß die Kerne zuletzt unregelmäßig zusammenschrumpfen. Es würde also nach unserer Meinung die Degeneration des protoplasmatischen Inhaltes der Gefäßzellen beim Kern ihren Anfang nehmen, und zwar durch das Auftreten autolytischer Enzyme.

Die Nukleolarsubstanz.

Auch die Nukleolarsubstanz der Gefäßkerne unterliegt, wie Strasburger (1882), Schwarz (1887), Zacharias (1885), Rosen (1896), Kiehn (1917) und A. Meyer (1920) gefunden haben, ganz charakteristischen Veränderungen. Anfangs meist in der Einzahl vorhanden, wächst der Nukleolus bald zu einer außergewöhnlichen Größe heran, um dann später allmählich oft bis zum völligen Schwund wieder abzunehmen. Ganz dieselben Ergebnisse lieferten auch unsere Untersuchungen. Die Größe des Nukleolus ist besonders bei *Cucurbita* eine beträchtliche. Sein Durchmesser beträgt in jüngeren Kernen, wo er meist von kugeliger bis ellipsoidischer Gestalt ist, durchschnittlich 8 bis 11 μ. Der größte beobachtete maß 13 μ bei einer Kerngröße von 38/68 μ im medianen optischen Querschnitt. Durch das Fixieren kontrahiert sich der Nukleolus, denn man sieht in jüngeren Kernen einen sogenannten Hof (Fig. 1 *a*) rings um ihn herum. Dieser Hof wird allgemein als Kunstprodukt gedeutet (A. Meyer, 1920; Tischler 1921/22), entstanden dadurch, daß sich die Nukleolarsubstanz bei ihrer Kontraktion vom Kerngerüste zurückgezogen hat. Bei jungen lebenden und älteren fixierten Kernen ist davon nichts zu merken.

Die Gestalt des Nukleolus ist im lebenden Zustande Veränderungen unterworfen, die sich aber mit sehr verschiedener Schnelligkeit vollziehen. Manche dieser Formveränderungen sind wohl nur als Vorbereitungsstadien für eine nachfolgende Teilung aufzufassen. Die Volumsabnahme geht nämlich häufig unter gleichzeitiger Teilung vor sich. Daß der Nukleolus des Ruhekerns sich auch teilen dürfte, ist bereits von Rosen (1896, p. 243) aus dem Vorhandensein mehrerer Nukleolen in älteren Kernen geschlossen

worden. A. Meyer (1920, p. 198) bestreitet diese Ansicht und stellt die Behauptung auf, daß »jedenfalls für den Ruhekern der Angiospermen Teilung nicht nachgewiesen worden« sei. Diese Behauptung scheint jedoch nicht richtig zu sein, denn wir konnten bei *Cucurbita* bei kontinuierlicher Beobachtung Teilung des Nukleolus in allen Stadien unzweifelhaft verfolgen. Sie geht in der Weise vonstatten, daß sich der Nukleolus zuerst in die Länge streckt und hernach hantelförmig einschnürt; schließlich wird die Verbindungsbrücke immer dünner und reißt zuletzt durch, worauf sich die Teilprodukte wieder abrunden (Fig. 7). Natürlich wird kein aktives Teilungsvermögen vorliegen. Dagegen spricht schon der Reservestoffcharakter der Nukleolarsubstanz, der jetzt ziemlich allgemein angenommen wird; außerdem auch die oft starke Ungleichheit der Teilstücke. Man hat vielmehr den Eindruck einer Durchschnürung eines zähen Flüssigkeitstropfens infolge Änderung der Oberflächspannung.

Bemerkenswert ist ferner das Auftreten von Vakuolen im Inneren der Kernkörperchen. Dieselben erscheinen in der Ein- oder Mehrzahl, aber erst bei älteren Kernen, wo sich bereits die Volumsverminderung der Nukleolarsubstanz bemerkbar macht. Zuweilen wird eine Vakuole so groß, daß die Nukleolarsubstanz nur eine dünne Kugelschale um sie ausmacht. Vakuolenbildung ist ganz allgemein eine häufige Begleiterscheinung von Lösungsvorgängen. Darum ist ihr Auftreten hier auch leicht verständlich.

Während Zacharias (1885, p. 292) die Abnahme der Nukleolarsubstanz als typische Alterserscheinung absterbender Zellkerne anspricht, und auch Rosen (1896, p. 266) darin das erste Zeichen der Kerndegeneration erblickt, ist A. Meyer (1920, p. 204) der Ansicht, daß ihre Lösung mit dem Altern nichts zu tun hat, und zwar wohl deshalb, weil auch andere Ursachen diese Erscheinung hervorrufen. Wie dem auch sei, eine stets vorhandene Begleiterscheinung der Degeneration von Gefäßkernen ist sie auf jeden Fall.

Auf eine weitere interessante Beobachtung sei noch hingewiesen, die wir bei *Cucurbita* und *Bryonia* anstellen konnten. Rosen (1896, p. 226) hatte bereits den Gedanken ausgesprochen, daß es zwar »selten gelingt, Fädchen und Fibrillen aufzufinden, die den Nukleolus mit den Kernmaschen in Verbindung setzen. Gleichwohl muß das Kernkörperchen in seiner scheinbar schwebenden Lage wohl befestigt sein, da es auch bei dem Fixieren und Einbetten, trotz des verschiedenen spezifischen Gewichtes der es während dieser Prozedur umgebenden Flüssigkeit, stets seine Lage im Zentrum seines Hofes bewahrt«. Solche Fäden treten nun bei den Gefäßkernen von *Cucurbita* und *Bryonia* äußerst leicht erkennbar auf, und zwar zu einem Zeitpunkt, wo das Aussehen der lebenden Kerne bereits ein glasiges, homogenes geworden ist. Ob sie auch schon früher vorhanden sind, ließ sich nicht feststellen wegen der mächtigen, eine genaue Beobachtung störenden Kern-

tasche. Man sieht in günstigen Fällen ganz deutlich straffgespannte Fäden aus einer homogenen, stärker lichtbrechenden Substanz, die vom Kernkörperchen bis zur Kernmembran sich erstrecken (Fig. 8).

Oft erscheint die Gestalt des Nukleolus durch sie beeinflußt, indem nämlich die gewöhnlich rundlichen Nukleolen nach den Ursprungsstellen der Fädchen hin ausgezogen sind.

Auch eine nähere Beziehung zu den Chromozentren dürfte vorhanden sein, denn die Fädchen endigen an der Kernmembran in der Regel gerade dort, wo ein solches liegt oder haben in ihrem Verlaufe welche angelagert. Bei mit Alkohol fixiertem Materiale lassen sich diese Bildungen nicht feststellen, weil die Kerne in diesem Entwicklungszustande durchs Fixieren stark kollabieren und körnige Struktur annehmen, wodurch die Sichtbarkeit der doch ziemlich feinen Fädchen verhindert wird, falls sie sich überhaupt erhalten. Was es nun mit diesen Fädchen für eine Bewandtnis hat, ob sie dem Chromatin, der Nukleolarsubstanz oder dem Kerngerüst angehören, konnte nicht ermittelt werden. Möglicherweise sind sie identisch mit jenen Fädchen, die bei Anwendung gewisser Fixierungsmittel den Hof um den Nukleolus durchsetzen (A. Meyer, 1920, p. 192, Fig. 67) und die Lundegårdh auch bei lebendem Materiale sah.

Das Cytoplasma.

Hugo v. Mohl (1845) hat zuerst die Beobachtung gemacht, daß die Gefäße, welche ja später meist jedes protoplasmatischen Inhaltes entbehren, in ihren Anlagen wie alle anderen Zellen Cytoplasma enthalten. Dieses kleidet bei allen von uns untersuchten Pflanzen die Gefäßzelle nicht nur als Wandbelag aus, sondern sendet auch zahlreiche Plasmastränge in den Saftraum zum Kern im Mittelpunkte der Zelle, wo sie sich vereinigen und eine mächtige Kerntasche bilden, die es oft schwer macht, die Kernkonturen genau zu erkennen (Fig. 3). Bemerkenswert ist die lebhafte Zirkulationsströmung im Cytoplasma. Doch verändert sich das Bild fortwährend, indem neue Stränge entstehen, die sich wieder mit anderen vereinigen und an den Verbindungsstellen zu klumpen- oder flächenförmigen Gebilden formen, wovon dann abermals neue Züge ihren Ausgang nehmen. Plasmaströmung und Stränge erhalten sich so lange, bis die Wandverdickung und Verholzung ihrer Vollendung entgegengehen. (Bei Fixierung mit Alkohol bleiben die Plasmastränge häufig nicht oder nur in spärlichen Resten bestehen.) Haben sich die Plasmastränge rückgebildet, so hört auch die Plasmaströmung im wandständigen Cytoplasma bald auf. Der Kern, welcher um diese Zeit bereits stark angeschwollen ist, liegt der Innenseite des Protoplasmaschlauches an und kann nur mehr von einer ganz dünnen, ohne weiteres nicht mehr konstatierbaren Plasmahülle umgeben sein, falls er überhaupt nicht ganz aus dem Cytoplasma ausgestoßen wird. Von der früher vorhandenen Kerntasche ist demnach nichts mehr zu sehen. Schließlich treten die Anzeichen

der einsetzenden Degeneration deutlich auf. Das Cytoplasma bekommt auch im nichtfixierten Zustande ein körnig-flockiges Aussehen und oft noch überdies eine leicht bräunliche Färbung. Einzelne Plasmafetzen ragen häufig ins Innere des Saftraumes hinein.

Desorganisationserscheinungen des Cytoplasmas hat Klemm (1895) eingehender studiert. Sie machen sich nach ihm in zweifacher Weise geltend. Entweder kommt es zu Granulationen (Fällungserscheinungen) oder zu Vakuolisierungen (Lösungserscheinungen). Ein und dieselbe Ursache kann manchmal beiderlei Erscheinungen gleichzeitig hervorrufen, wie dies beim normalen

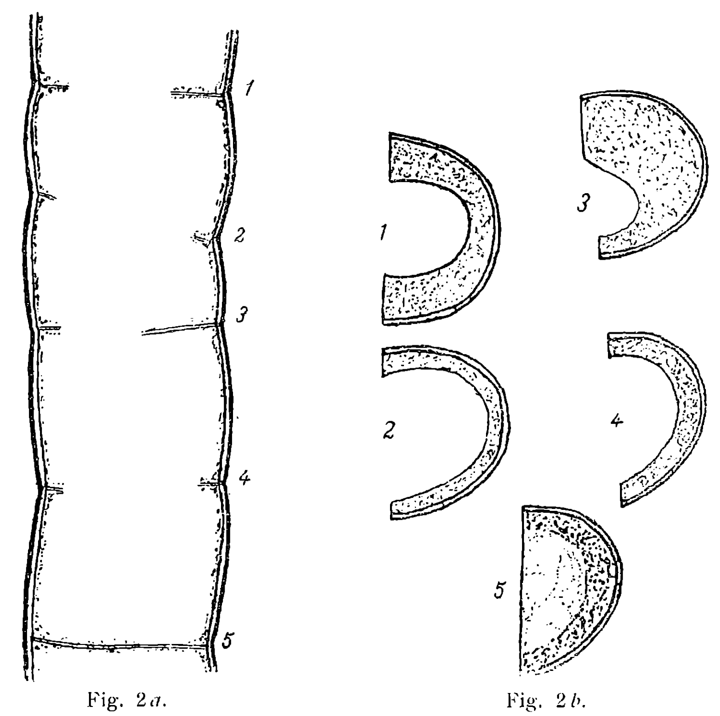


Fig. 2*a*. Fig. 2*b*.

Absterben von Zellen regelmäßig eintreten soll. Das Plasma nimmt in diesem Falle ein mehr körniges Aussehen an; außerdem treten manchmal Vakuolen in demselben auf. Diese Charakterisierung des Desorganisationsprozesses gilt nach unseren Beobachtungen auch für die absterbenden Gefäßzellen.

Wann verschwindet das Plasma aus den Gefäßen? Diese Frage hat Lange (1891) in einer eigenen Arbeit behandelt. Er fand, daß dies bei verschiedenen Pflanzenarten wie in verschiedenen Organen derselben Pflanze zu ganz ungleicher Zeit vor sich geht. Bei der einen Pflanzenspezies verlieren die Gefäße das Plasma bald nach Ausbildung der Wandverdickung und Verholzung, in anderen Fällen führen sie es stets. Zwischen diesen Extremen kommen alle Übergänge vor. Weiter beobachtete Lange, daß die Proto-

plasmaschläuche benachbarter Gefäßzellen nach der Resorption der trennenden Querwand miteinander verschmelzen. Nach ihm tritt also immer zuerst Auflösung der Quermembran ein, dann erst desorganisieren sich allenfalls Plasma und Kern.

Wir sind jedoch der Ansicht, daß zuerst Kern- und Plasmadegeneration beginnen, und dann unter gleichzeitiger Auflösung der Quermembran sich vollenden. Sonst wären beobachtete Entwicklungsstadien der Resorption, wie sie Fig. 2 (im Text) darstellt, nicht möglich. Sie zeigen uns einen Längsschnitt durch ein in Alkohol fixiertes Gefäßstück. In demselben waren fünf aufeinanderfolgende Querwände vorhanden, von welchen vier bereits teilweise resorbiert, die fünfte dagegen noch nicht durchlocht war, aber in der Flächenansicht eine mittlere, kreisförmige, etwas durchsichtigere Partie aufwies. Körniges Cytoplasma bedeckte die Querwände, aber nur so weit als die Membran noch reichte. Es waren also wirklich Perforationen sowohl der Querwände wie auch der Protoplasmaschläuche vorhanden. Es is nun jedenfalls nicht anzunehmen, daß der zweimal durchlöcherte Plasmaschlauch etwa noch lebend sein könnte. Daher halten wir es für durchaus sicher, daß die Resorption der Querwand ohne Vorhandensein eines noch lebenden Protoplasten vor sich gehen kann und das die Auflösung von Kern, Cytoplasma und Quermembran gleichzeitig stattfindet. Wir haben auch nie eine Verschmelzung benachbarter Plasmaschläuche feststellen können. Kein Autor außer Lange hat solches angegeben.

Zu der Frage, wie das Plasma aus den Gefäßen verschwindet, ist in verschiedenem Sinne Stellung genommen worden. Schmitz (1880) und Strasburger (1882) waren der Ansicht, daß es zur Ausbildung der Wandverdickung verbraucht würde. Dem gegenüber sprach Lange (1891) die Vermutung aus, daß es gelöst und mit dem Wasserstrome fortgeschwemmt würde. Kienitz-Gerloff (1891) hingegen nahm an, daß es mittels der Plasmodesmen auswandere. Wir glauben mit Lange, daß das Cytoplasma nicht zum Aufbau der Wandverdickung verwendet, sondern vielmehr nach dem Absterben aufgelöst und mit dem Wasserstrome fortgeführt wird.

Die Quermembran.

Über die Art und Weise, wie sich die Resorption der Querwand im einzelnen vollzieht, fanden wir in der Literatur nur eine Angabe bei Strasburger (1882, p. 81), welche besagt, daß die Querwände (in Gefäßen von *Bryonia* und *Impatiens*) frühzeitig aufquellen. Ihre vollständige Resorption erfolge erst nach vollendeter Verdickung der übrigen Zellwände.

Die Quermembran samt ihrem peripheren Ringwulst entspricht, wie die Entwicklung lehrt, einem rudimentären Hoftüpfel mit sehr schwach ausgebildeter Hofwölbung und fehlender Torusbildung im Zentrum. Wandverdickung und Verholzung treten bei ihr nur in Form eines peripheren Ringes auf. Sie entspricht daher, wie die

Tüpfelschließhäute, der primären Zellmembran (Mittellamelle), ohne sekundäre und tertiäre Verdickungsschichten aufzuweisen. Der Erforschung der chemischen Beschaffenheit der Mittellamelle sind zahlreiche Arbeiten gewidmet. Danach ist das Auftreten von Pektinstoffen in ihr eine fast allgemeine Erscheinung. Andererseits hat jedoch Schellenberg (1905) die Behauptung aufgestellt, daß sie vorwiegend aus Hemizellulose bestehe. Der Grund dieser verschiedenen Beobachtungsresultate dürfte wohl darin zu suchen sein, daß die Verhältnisse bei verschiedenen Objekten eben nicht gleich sind und daß die Mittellamelle auch chemischen Veränderungen unterworfen ist, wie dies unsere Untersuchungen ergeben haben. Prüft man nämlich die Quermembranen junger Gefäße mit Zellulosereagentien, so erhält man immer ein negatives Ergebnis. Reine Zelluslose liegt also auf keinen Fall vor. Aber auch Pektinstoffe lassen sich nicht feststellen. Dagegen besteht Löslichkeit in verdünnten Säuren. Das deutet auf das Vorhandensein von Hemizellulosen in der jungen Quermembran hin. Untersucht man aber ältere Entwicklungsstadien, so bekommt man die Pektinreaktionen. Manchesmal gibt die ganze Querwand im Querschnitt den gleichen Farbton, meist zeigt sich aber bei Anwendung der Pektinfarbstoffe, daß sie aus drei Lamellen besteht, zwei äußeren gefärbten (mithin Pektinstoffe führenden) und einer mittleren ungefärbten (aus Hemizellulose).

Diese Tatbestände weisen darauf hin, daß hier eine Umwandlung der Hemizellulose in Pektinstoffe stattfindet, welche allmählich von außen nach innen fortschreitet.

Behandelt man die Quermembranen mit verdünnten Mineralsäuren, so treten in der Regel bald ganz charakteristische Erscheinungen auf (Fig. 10). Zuerst quillt die ganze Quermembran, im Querschnitt betrachtet, gleichmäßig auf. Hernach treten, durch Quellung nach der Fläche, Faltenbildungen auf. Schließlich zeigt sich, durch lokal begrenzte Lösung in der mittleren Schicht verursacht, eine Spaltung und Blasenbildung, welche, an zahlreichen Punkten gleichzeitig einsetzend, immer weiter um sich greift, bis die ganze Quermembran in zwei Lamellen zerlegt ist. Bei diesem Vorgange wird der Protoplasmaschlauch von der Membran abgehoben und deutlich sichtbar.

Die Schnelligkeit, mit der dieser Prozeß vor sich geht, variiert sehr. Manchesmal genügen schon ein paar Minuten Einwirkungsdauer zur Quellung und Blasenbildung, in anderen Fällen ist wieder eine viel längere Einwirkung notwendig. Zuweilen tritt vollständige Lösung mit verdünnten Säuren allein ein, in anderen Fällen hingegen erhalten sich Lamellen, welche durch Pektinfarbstoffe gefärbt werden. Behandelt man ältere Quermembranen nacheinander mit verdünnten Säuren und Alkalien, so ist die Lösung meist eine glatte. Seltener rufen auch Alkalien und Eau de Javelle Blasenbildung, nie aber völlige Lösung hervor.

Alle diese Tatsachen deuten darauf hin, daß wohl nie ganz reine Hemizellulosen oder Pektinstoffe vorliegen. Vielleicht treten

diese Stoffe auch in verschiedenen Formen auf, welche die leichtere oder schwerere Löslichkeit verursachen.

Das Auftreten von Hemizellulosen in den Quermembranen der Gefäße ist verständlich, wenn man bedenkt, daß dieselben, wie neuere Forschungen ergeben haben, im Pflanzenreiche weit verbreitet sind, und zwar nicht nur als Reservestoffe, sondern auch als Gerüstsubstanzen, die häufig nur als Zwischenprodukte beim Aufbau der Zellmembran sich bilden (Ziegenspeck).

Die Resorption in der lebenden Pflanze wird wahrscheinlich hervorgerufen durch die Einwirkung von Enzymen, die vom degenerierenden Protoplasten gebildet oder aktiviert werden; doch ist nichts näheres über diesen Vorgang bekannt. Blasenbildung konnte an lebendem Material nie beobachtet werden, wohl aber hie und da eine Spaltung der Querwand in zwei Lamellen. Der Resorptionsprozeß muß, einmal angefangen, sehr rasch vor sich gehen, weil relativ selten gerade in Auflösung begriffene Querwände angetroffen werden. Die Resorption erfolgt auch nicht in der Weise, daß eine Querwand nach der anderen in regelmäßiger Aufeinanderfolge verschwindet, sondern es stehen vielmehr über weitere Strecken hin gleichzeitig alle Querwände in verschieden weit vorgeschrittenen Stadien der Auflösung. Die Durchlöcherung vollzieht sich meist so, daß zuerst die mittleren Partien und später erst die peripheren gelöst werden (Fig. 2*b* im Text).

Hie und da findet sich an Stelle der unverholzten und unverdickten Quermembran eine verholzte und verdickte, und, wie die Seitenwände des Gefäßes, mit zahlreichen Hoftüpfeln versehene. Meist bleibt aber auch hier eine größere oder kleinere Partie der Querwand unverdickt und unverholzt, so daß also keine völlige Unterbrechung, sondern nur eine Verengung des Gefäßlumens verursacht wird.

Nun bleibt noch die Frage zu beantworten, wie es kommt, daß die Querwände der Gefäße aufgelöst werden, die Schließhäute der Tüpfel in den Seitenwänden, welche ganz homologe Bildungen darstellen, jedoch nicht. Chemische Verschiedenheit scheint nicht vorhanden zu sein, denn die Mittellamellen der Seitenwände gehen ganz kontinuierlich in die Querwände über und geben zur Zeit der Auflösung der letzteren vollkommen gleich die Pektinreaktionen. Vielleicht liegen hier ähnliche Verhältnisse vor wie in einem von Liesegang (1922, p. 10) besprochenen, aus der Zoologie genommenen Beispiele. Genannter Autor führt an, daß »die geringe Alkalität des in der Magenwandung kreisenden Blutes genügt, um eine Neutralisation der vom Magenlumen aus infundierenden Salzsäure herbeizuführen. Dadurch wird unter physiologischen Verhältnissen eine Pepsinverdauung der Magenwandung verhindert. Hemmung des Blutstromes kann sie herbeiführen«. Ganz ähnlich könnte auch der lebende Protoplast in den Nachbarzellen der Gefäße wirken und so die Auflösung der Tüpfelschließhäute verhindern.

Gefäßverstopfung.

Der durch die Resorption der Gefäßquerwände bedeutend erleichterte Wassertransport kann nun wieder erschwert werden durch nachträgliche Gefäßverstopfung. Diese kann in zweifacher Weise geschehen, 1. durch Thyllen, 2. durch sogenanntes Gefäßgummi.

Thyllen treten, wie längst bekannt, auch bei *Cucurbita* auf. Wichtiger für unsere Arbeit ist die andere Art der Gefäßverstopfung, die durch sogenanntes Gefäßgummi. Sein Vorkommen in krautigen Pflanzen wurde zuerst von Molisch (1888) festgestellt und näher studiert. Für *Cucurbita*, wo wir es fanden, war es noch unbekannt. Boresch (1908) hat Bromeliaceen daraufhin untersucht.

Gefäßgummi tritt nun bei *Cucurbita* auf entweder in Gestalt von kompakten Pfropfen, die das Lumen des Gefäßes mehr minder vollständig ausfüllen, beim Fixieren mit Alkohol sich kontrahieren und dann oft durch Fädchen mit der Gefäßwand verbunden bleiben, oder in Form von dünnen, cuticulaartigen Auskleidungen der Innenseite der Gefäße (Fig. 11). Letztere Art des Vorkommens läßt sich nur auf Längsschnitten, die ziemlich median durch ein solches Gefäß gehen, ohne weiteres feststellen. Leichter ist dies, wenn das Gummi »unechte« Querwände bildet, welche ganz das Aussehen von echten haben, sowohl ihrer Dicke als auch ihrer Stellung nach. Wie die echten entspringen sie nämlich meist aus dem Ringwulst, welcher die Grenze zwischen den einzelnen Gefäßgliedern anzeigt. Auch stehen sie in der Regel senkrecht zu den Seitenwänden. Auf Gefäßquerschnitten sind diese unechten Querwände ohne Anwendung von Reagentien von den echten meist nicht zu unterscheiden. Sehr häufig sind sie mit einer kreisrunden bis elliptischen Perforation von verschiedener Größe ausgestattet und täuschen infolgedessen leicht eben in Auflösung begriffene echte Quermembranen vor.

Diese Substanz zeigt folgendes Verhalten gegen nachstehende Reagentien:

1. Kaltes Wasser	.Keine Veränderung.
2. Kochendes Wasser	
3. Alkohol..	...Löst nicht.
4. Cuoxam	
5. Konzentrierte H_2SO_4	Verändert nicht.
6. Chloralhydrat..	
7 Alkalien	
8. Verdünnte Säuren	
9. Eau de Javelle...	..Löst rasch.
10. Phloroglucin +HCl..........	.Färbt nicht.
11. Orcin+HCl...	
12. Anilinsulfat.	
13. Rutheniumrot..	.Färbt rasch und intensiv.

14. Millons Reagens ..Färbt.
15. Biuret
16. Alkoholische Jodlösung

Vorliegende Substanz stimmt demnach in ihrem Verhalten weder mit den echten Gummiarten, noch mit dem von Molisch (1888) beschriebenen Wundgummi überein, gibt aber sowohl Eiweiß- als auch Pektinreaktionen. Das gleichzeitige Auftreten beider Reaktionen kann begründet sein entweder im gleichzeitigen Vorhandensein von Eiweiß- und Pektinstoffen oder auch in der Anwesenheit von Pektinstoffen allein, die nach Schröder (1901) ebenfalls Eiweißreaktionen geben. Auch Boresch (1908, p. 1076) erhielt bei Bromeliaceengefäßgummi beide Reaktionen.

Wenn wir zur Ermittlung der chemischen Natur der gefäßverstopfenden Substanz bei *Cucurbita* noch ihre vermutliche Herkunft in Erwägung ziehen, so ergeben sich da drei Möglichkeiten. Entweder ist sie ein Umwandlungsprodukt der Gefäßmembran oder sie stammt aus den benachbarten Zellen oder sie entsteht in den Gefäßen selbst.

An einen genetischen Zusammenhang mit der verholzten Gefäßwand, wie ihn Boresch (1908) bei Bromeliaceen annimmt, ist in unserem Falle wohl nicht zu denken; denn es konnten niemals irgendwelche Veränderungen derselben beobachtet werden, obwohl sonst bei der Gummosis der Zellmembranen meist typische Phasen der allmählichen Umwandlung im mikroskopischen Bilde leicht zu konstatieren sind.

Für eine Infiltration dieser Substanz aus benachbarten Zellen, wie dies Molisch (1888) für Wundgummi annimmt, konnten ebenfalls keine Anhaltspunkte ermittelt werden. Vielmehr scheint das nur gelegentliche Auftreten besagter Substanz sowie ihre gleichmäßige Dicke bei der cuticulaartigen Auskleidung der Gefäße dagegen zu sprechen. Es müßten sonst wohl im Bereiche der Tüpfel als den am leichtesten passierbaren Stellen manchmal Spuren von daselbst lokalisierten Anhäufungen vorhanden sein.

Nach unserem Dafürhalten ist es am wahrscheinlichsten, daß die in Rede stehende Substanz mit der Desorganisation des protoplasmatischen Zellinhaltes und der Resorption der Querwände der Gefäßzellen in Verbindung zu bringen ist. Demnach würde das bei der Bildung der Gefäße frei gewordene Material des plasmatischen Zellinhaltes und der pektinreichen Quermembranen unter bestimmten, gelegentlich eintretenden, aber nicht näher bekannten Umständen in dieser Form zur Ablagerung kommen. Es würde sich also überhaupt um kein gewöhnliches Gefäßgummi handeln, sondern um ein Gemisch von Eiweiß- und Pektinstoffen, wie es die oben aufgeführten Reaktionen anzeigen können.

Die Bildung der unechten Querwände, welche lebhaft an die Entstehung der Scheidewände in den Interzellularen der Umbelliferen-Vittae (A. Meyer, 1889) erinnert, glauben wir mit dem Auftreten

von Luftblasen oder Wasser in den Gefäßen in ursächlichen Zusammenhang bringen zu dürfen. Danach würden infolge der Oberflächenspannungsverhältnisse Lamellen entstehen, die später, bei Änderung der Druckverhältnisse im betreffenden Gefäße, durchbrochen werden und dadurch Perforationen bekommen.

Zusammenfassung.

Auf Grund der im Vorhergehenden systematisch vorgeführten Ergebnisse unserer Untersuchungen sind wir nun in der Lage, den Vorgang der Gefäßbildung bei *Cucurbita* zusammenhängend darzulegen, wobei zum Verständnisse des eigentlichen Resorptionsprozesses auf die ersten Entwicklungsstadien der Gefäße zurückgegriffen werden muß.

Die Anlagen der Gefäße besitzen bereits auffallend große Zellkerne und ebensolche Nukleolen. Reichlich mit Cytoplasma versehen, wachsen sie zur definitiven Größe heran. Sobald Safträume in diesen Zellen auftreten, sind dieselben von zunächst immer zahlreicher werdenden Plasmasträngen durchzogen, die in der Mitte der Zelle den von einer mächtigen Kerntasche umgebenen Kern in einer zentralen Lage erhalten. Lebhafte Zirkulationsströmungen, begleitet von einer häufigen Veränderung der Plasmastränge, ist zu konstatieren. Während Wandverdickung und Verholzung der Gefäßanlagen mit Ausnahme der Quermembranen, die davon nicht berührt werden, fortschreiten, nehmen auch Kern und Nukleolus bedeutend an Größe zu. Um die Zeit aber, wo Wandverdickung und Verholzung ihrem Abschlusse entgegengehen, beginnt der Kern, vielleicht durch die Einwirkung autolytischer Enzyme, zu degenerieren. Gleichzeitig wird auch die Anzahl der Plasmastränge immer geringer, so daß der Kern schließlich eine wandständige Lage einnimmt. Dabei schwillt er noch weiter an, bekommt aber nach und nach infolge der fortschreitenden Chromatolyse ein ganz durchsichtiges, homogenes, blasenförmiges Aussehen. An der Innenseite der Kernmembran werden Chromozentren deutlich sichtbar. In dem Maße, als die Chromatolyse Fortschritte macht, nimmt der Gehalt an kompakter Nukleolarsubstanz ab. Die Nukleolen teilen sich auch häufig und verändern oft ihre Gestalt. In manchen Fällen erscheint der Nukleolus durch Fäden, die auch an einzelne Chromozentren herantreten, mit der Kernmembran verbunden. Inzwischen ist auch das Cytoplasma vom Degenerationsprozeß ergriffen worden. Es zeigt auch in unverletzten Gefäßzellen ein körnig-flockiges Aussehen und oft eine leicht bräunliche Färbung. Unterdessen hat auch die Anschwellung des Kernes ihre maximale Größe erreicht, die Kernmembran kann dem inneren Turgordrucke nicht mehr standhalten, reißt an einer Stelle und fällt nach Austritt der Karyolymphe in sich zusammen. Während dieser Vorgänge hat sich auch die Quermembran verändert. Anfangs vorwiegend aus Hemizellulosen

bestehend, ist sie später pektinreich geworden und wird, wenn Plasma und Zellkern schwinden, auch selbst ziemlich rasch aufgelöst, bis auf einen peripheren, verholzten, mehr oder minder ins Gefäßlumen vorspringenden Ringwulst. Kern und Plasma werden meist restlos resorbiert und aus den Gefäßen entfernt. Doch scheint der protoplasmatische Zellinhalt zusammen mit der Quermembran das Material zu liefern für die an Gefäßgummi erinnernde Verstopfungssubstanz, welche bei *Cucurbita* neben Thyllenbildung manchmal in einzelnen Gefäßen auftritt, derart, daß dieselben damit streckenweise teils ganz erfüllt, teils nur mit einer dünnen Schicht ausgekleidet sind, wobei es häufig zu unechten, perforierten Querwandbildungen kommt.

Ergebnisse.

I. Zellkern: 1. Eine in Alkoholmaterial beobachtete, orientierte Lagerung der Zellkerne erwies sich als eine Folge des Fixierens. 2. Große, kugelige, ältere Kerne bekommen durchs Fixieren eine platte, scheibenförmige Gestalt. 3. Mit zunehmendem Alter tritt andauernd Volumszunahme der Kerne auf. 4. Einsetzende Chromatolyse bedingt reichliche osmotische Wasseraufnahme, so daß die Kernmembran schließlich reißt und nach Austritt des Inhalts in sich zusammenfällt.

II. Nukleolus: Nach anfänglicher Volumszunahme erfolgt, oft nach vorausgegangener Teilung, Lösung der Nukleolarsubstanz.

III. Cytoplasma: 1. In jungen Gefäßzellen durchsetzen zahlreiche cytoplasmatische Stränge mit lebhafter Zirkulationsströmung den Saftraum. 2. Später erfolgt Rückbildung der Stränge und Aufhören der Plasmaströmung. 3. Zuletzt hat es körniges Aussehen und oft eine leicht bräunliche Färbung.

IV Quermembran: 1. Junge Querwände geben Hemizellulose-, ältere Pektinreaktionen. 2. Die Auflösung von Cytoplasma, Kern und Querwand erfolgt gleichzeitig.

V. Gefäßverstopfung: Neben Gefäßverstopfung durch Thyllen kommt eine solche durch gefäßgummiähnliche Massen vor.

Literatur.

Boresch, K., 1908. Über Gummifluß bei Bromeliaceen. Sitzber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, Bd. 117, Abt. I.

Haberlandt, G., 1887. Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei Pflanzen. Jena.

Kiehn, C., 1917. Die Nukleolen von *Galtonia candicans*. Dissert. Marburg. (Zitiert nach A. Meyer, 1920).

Kienitz-Gerloff, F., 1891. Die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebselementen. Bot. Zeitung, Bd. 49.

Klemm, P., 1895. Desorganisationserscheinungen der Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 28.

Küster, 1907. Über die Beziehungen der Lage des Zellkerns zu Zellenwachstum und Membranbildung. Flora, Bd. 97.

Derselbe, 1921. Über Schwellungsdeformationen bei pflanzlichen Zellkernen. Zeitschrift f. wiss. Mikroskopie, Bd. 38.

Lange, Th., 1891. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Gefäße und Tracheiden. Flora, Bd. 74.

Liesegang, R., 1922. Beiträge Kolloidchemie des Lebens. Dresden, 2. Aufl.

Meyer, A., 1889. Über die Entstehung der Scheidewände in dem sekretführenden, plasmafreien Interzellularraume der Vittae der Umbelliferen. Bot. Ztg., Bd. 47.

Derselbe, 1920. Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere. I. Teil, Jena.

Mohl, H. v., 1845. Vermischte Schriften. Tübingen.

Molisch, H., 1888. Zur Kenntnis der Thyllen. Sitzber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, Bd. 97, I. Abt.

Rosen, F., 1892. Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. I. Cohns Beiträge zur Biologie d. Pflanzen. Bd. 5.

Derselbe, 1896. Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. III. Cohns Beiträge zur Biologie d. Pflanzen. Bd. 7.

Schellenberg, H., 1905. Über Hemizellulosen als Reservestoffe bei unseren Waldbäumen. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellschaft, Bd. 23.

Schmitz, 1880. Untersuchungen über Struktur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen. Sitzungsber. d. niederrhein. Ges. f. Natur- und Heilkunde. (Zitiert nach Lange, 1891.)

Schröder, B., 1901. Über chemische Verwandtschaft der tierischen Mucine mit den pflanzlichen Pektinen. Beihefte z. Bot. Zentralbl., Bd. 10.

Schwarz, F., 1887. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des pflanzlichen Zellkerns nach der Teilung. Cohns Beiträge z. Biologie d. Pflanzen. Bd. 4.

Derselbe, 1892. Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Cohns Beiträge z. Biologie d. Pflanzen. Bd. 5.

Strasburger, E., 1882. Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena.

Derselbe, 1891. Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena.

Derselbe, 1898. Die pflanzlichen Zellhäute. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 31.

Tischler, G., 1921/22. Allgemeine Pflanzenkaryologie. In Linsbauer: Handbuch der Pflanzenanatomie, II. Bd., Berlin.

Went, F., 1887. Beobachtungen über Kern- und Zellteilung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 5.

Wieler, H., 1892. Über das Vorkommen von Verstopfungen in den Gefäßen mono- und dikotyler Pflanzen. Just's Bot. Jahresber., Bd. II.

Wiesner-Linsbauer, 1920. Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Wien, VI. Aufl.

Zacharias, 1885. Über den Nukleolus. Botan. Zeitung. Bd. 43.

Derselbe, 1894. Über die Beziehungen des Zellwachstums zur Beschaffenheit des Zellkerns. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 11.

Derselbe, 1895. Über das Verhalten des Zellkerns wachsenden Zellen. Flora, Bd. 81.

Zimmermann, 1922. Die Cucurbitaceen. Heft I, Jena.

Figurenerklärung.

(Alle Figuren beziehen sich auf Gefäße von *Cucurbita pepo.*)

Fig. 1 (im Text). Struktur- und Größenverhältnisse von fixierten Gefäßkernen verschiedenen Alters. 1*a*: Junger Kern mit großem Nukleolus und Hof um denselben. Dichtkörnige Struktur. 1*b*: Älteres Stadium. 1*c*: Alter, bald zugrunde gehender Kern, inhaltsarm und abgeplattet. Vergr. 580.

Fig. 2 (im Text). 2*a*: Längsschnitt durch ein fixiertes Gefäß mit begonnener Resorption der Querwände. 2*b*: Die gleichen fünf Querwände von der Fläche gesehen. Vergr. 150.

Fig. 3 (Tafel). Optischer Längsschnitt durch eine jüngere, lebende Gefäßanlage. Kerne in zentraler Lage und von kugeliger Gestalt. Vergr. 250.

Fig. 4. Längsschnitt durch ein fixiertes Gefäß. Die Kerne sind derselben Seite der Querwände dicht aufgelagert und abgeplattet. Keine Plasmastränge mehr. Vergr. 150.

Fig. 5. Drei fixierte ältere Kerne, jeder das eine Mal von der Fläche (im Gefäßquerschnitt), das andere Mal im Profil (im Gefäßlängsschnitt) gesehen. Vergr. 250.

Fig. 6. 6*a*: Degenerativ angeschwollener, bald zugrunde gehender Kern in nichtfixiertem Zustande, mit Chromozentren an der Peripherie und weitgehend gelöstem Nukleolus. 6*b*: Ein solcher Kern nach dem Platzen der Kernmembran.

Fig. 7. Teilung eines Nukleolus in drei Stadien. Vergr. 450.

Fig. 8. Degenerativ angeschwollener Kern im nichtfixierten Zustande mit Chromozentren und feinen Fädchen zwischen Nukleolus und Kernmembran. Vergr. 450.

Fig. 9. Schematischer, optischer Längsschnitt durch ein an einer Seite quer durchschnittenes, jüngeres Gefäß zur Erklärung der charakteristischen Kernlage in fixierten Gefäßen. Näheres im Text (S. 5).

Fig. 10. Schematische Darstellung der Erscheinungen, die bei der Behandlung der Querwände mit verdünnten Säuren auftreten (Gefäßlängsschnitt).

Fig. 11. Stück einer Gefäßwand mit cuticulaartiger Auskleidung durch eine gefäßgummiähnliche Substanz. Rechts Teil einer unechten Querwand. Vergr. 700.

Flach, P.: Gefäßbildung bei *Cucurbita pepo.*

